Spixiana	3	1	25-32	München, 1. März 1980	ISSN 0341-8391

Das Paarungsverhalten der Feldheuschrecke Chrysochraon dispar Germ. in Abhängigkeit vom Adultalter und vom Eiablagerhythmus

(Caelifera, Acrididae)

Von **Maximilian Renner** und **Evangelia Kremer**

Zoologisches Institut der Universität München

1. Abstract

The sexual behaviour of the short-horned grasshopper *Chrysochraon dispar* changes periodically: phases of copulatory readiness are alternating with phases of rejection of males ready to mate. Rejection behaviour always occurs up to several hours before oviposition. After oviposition is completed females are again willing to copulate until a new rejection phase sets in. Copulation can occur only once between two ovipositions as the spermatophore in the spermathecal duct of the female renders the penetration of the aedeagus impossible and also causes a change in the disposition of the male. The spermatophore disappears after oviposition.

2. Einleitung

Einige Feldheuschreckenarten weisen einen mit dem Eiablagerhythmus schwingenden Wechsel von Sexualverhaltensformen auf (Renner 1952; Loher 1962; Loher u. Huber 1963; Müller 1965). Besonders ausgeprägt ist dieser Verhaltensrhythmus bei der Goldheuschrecke, *Euthystira brachyptera* Ocsk. (Renner 1952). Ein Teil der Sexualverhaltensformen ist korreliert mit Vorgängen in den Gonaden und im retrocerebralen System (Renner 1952, Müller 1965). Eine Beschreibung und Analyse des Sexualverhaltens der der Goldheuschrecke systematisch sehr nahestehenden und nicht selten im selben Biotop mit ihr vergesellschafteten *Chrysochraon dispar* Germ. fehlt bisher. Sie ist Gegenstand dieser Arbeit.

3. Vorkommen und Biologie

Die eurosibirische *Chrysochraon dispar* Germ. ist im Voralpenland südlich von München in Moor- und Moorrandwiesen nicht selten. Sie soll nach Harz (1960) nicht ausschließlich hygrophil sein, wir fanden sie im Murnauer- und im Dachauer Moos jedoch nur in feuchten Biotopen. Nicht selten war sie vergesellschaftet mit *Euthystira brachyp-*

tera Ocsk., *Mecostethus grossus* L. und *Chorthippus montanus* Charp. Unsere Fänge (Larven und Imagines) entstammen ausschließlich einer mit *Molínía caerulía* Moench. (Pfeifengras) und *Calamagrostis epigejos* L. (Land-Rohr) bewachsenen bachnahen Moorwiese im Murnauer Moos.

Chrysochraon dispar versenkt bei der Eiablage ihr teleskopartig ausgefahrenes Abdomen weit in das Mark abgebrochener Pflanzenstengel (Ramme 1926). Häufig werden Himbeere (*Rubus idaeus*), Wald-Engelwurz (*Angelica silvestris*) und Stengel von Schilfarten (*Typha* spec.) benützt. Die Gelege fallen später mit den Halmen und Stengeln zu Boden, wo sie überwintern. Ende Mai bis Anfang Juni schlüpfen die Larven. Das Imaginalstadium wird nach 4 Häutungen etwa 4 Wochen später erreicht. 50 bis 70 Tage danach, also Ende September bis Mitte Oktober, sterben die Tiere. Niemals überwintern Imagines oder Larven.

4. Haltung und Versuchsanordnung

Die Heuschrecken wurden in aufrechtstehenden Plexiglasröhren (∅ 6 cm, Länge 20 cm) unmittelbar hinter einem Südostfenster einzeln gehalten. Um die erforderliche Luftfeuchtigkeit zu gewährleisten, wurden die unten offenen und oben mit einem Wattepfropf verschlossenen Röhren auf eine vergitterte, wassergefüllte Blechwanne gestellt. Gefüttert wurde mit *Molinia*-Gras.

Während der Larvenentwicklung vertrugen die *Chrysochraon* keine andere Nahrung, die Imagines jedoch nahmen auch andere Grasarten, so z. B. *Calamagrostis epigejos* an. Die Sterberate der Larven war deutlich höher als die der Imagines. Besonders gefährdet waren die Tiere bei der 2. und 3. Häutung. Ein nicht geringer Teil der Heuschrecken war mit Saitenwürmern (Nematomorpha) und zwar von Gordiioidea und Mermitoidea infiziert.

Zu den Versuchen kam je ein Pärchen in eine mit Cellophan umkleidete Arena von 25×40 cm Grundfläche und 16 cm Höhe. Der Boden der Arena war mit angefeuchtetem Quarzsand bedeckt; eine Glühbirne (250 W) sorgte für ausreichende Helligkeit und Wärme.

Sollte nur die Art der sexuellen Reaktion des Weibchens festgestellt, eine Kopulation jedoch verhindert werden, so wurden die Männchen vor Einführung des Begattungsorganes mit einem Pinsel vom Rücken des Weibchens heruntergeschoben. – Zur Eiablage wurden Stengel von *Molinia* spec. mit einer Dicke von 2,5 bis 3,3 mm angeboten.

5. Die Eiablage

Die Ovarien frisch gehäuteter Imagines enthalten nur unreife Eier von maximal 3,2 mm Länge. Legereife Eier messen etwa 5,7 mm. Die erste Eiablage erfolgte unter unseren Haltungsbedingungen bei Tieren, die zum frühest möglichen Zeitpunkt zur Paarung kamen, 14,9±2,9 Tage nach der Imaginalhäutung, bei jungfräulichen Tieren deutlich verspätet 19,0±1,6 Tage nach der Imaginalhäutung (n beidemal = 26, $p < 0.0005$). Nach erfolgter erster Eiablage werden in jedem Fall im Abstand von wenigen Tagen Gelege produziert. Sie enthalten bei frisch gefangenen Tieren, der Zahl der Eiröhren entsprechend, meist 16 Eier. Bei *Ch. dispar*-Weibchen, die in der Gefangenschaft aufwachsen, ist ihre Anzahl von Anfang an geringer. Immer – bei Frischfängen sowohl als auch bei Tieren, die schon als Larven in Zucht genommen wurden – nahm die Gelegegröße mit dem Haltungsalter der Tiere ab.

6. Das Sexualverhalten

Das Sexualverhalten der Männchen. Die Hauptaktivität der *Chrysochraon dispar*-Männchen steht im Dienst der Fortpflanzung. Bei geeigneter Temperatur sind sie fast immer in Bewegung auf Suche nach Weibchen. Sie singen sehr oft. Unter den oben geschilderten Haltungsbedingungen im Labor war nicht selten zu beobachten, daß der Gesang eines Männchens andere veranlaßt hat, ebenfalls zu singen. Wenn dadurch nicht zu viele Tiere aktiviert wurden, kam es bisweilen zu minutenlangen Wechselgesängen. Bei den Labortieren war die Aktivität im Juli und August am größten; im September sank sie deutlich ab.

Ein spezifischer Werbegesang fehlt dem *Chrysochraon dispar*-Männchen. Es ist jedoch zu unterscheiden zwischen einem gewöhnlichen (gG) – bei dem die Hinterschenkel alternierend auf die Dauer von 3–4 sec auf-ab bewegt werden (5 Silben pro Vers) – oder (häufiger) einem verminderten Gesang (vG), der leiser ist als der gG und eine geringere Silbenzahl im Vers aufweist. Übergänge zwischen beiden Gesangsformen sind sehr häufig und zwar in beiden Richtungen (Jacobs 1957). Beim verminderten Gesang werden die Schenkel in kleiner Amplitude (2 bis 3 mm am Knie) meist synchron, seltener einseitig, locker bewegt. Unmittelbar vor dem Aufsprung auf das Weibchen und/oder beim Besteigen des Weibchens sind die Anspringlaute zu hören. Hier werden die Schenkel einmal sehr schnell auf und ab bewegt, meist synchron, gelegentlich nur einseitig. Sie treten einzeln oder zu wenigen gereiht auf. Ähnliche Laute, die während der Kopulation, besonders kurz vor ihrem Ende auftreten, gehören wohl in den Bereich der Störungslaute. Die sogenannten Raschellaute sind immer im Augenblick der Vereinigung zu hören. Hier streckt das Männchen die Hinterschienen nach hinten aufwärts, macht mit den Beinen sehr schnelle, zitternde Bewegungen, wobei ein schwirrendes Geräusch (Raschellaut) entstehen kann (Jacobs 1957). Die Begegnung zweier Männchen löst den sog. Rivalengesang aus. Seine Verse sind kürzer, lauter und schärfer als die des gG.

Das Sexualverhalten des Weibchens. Am Paarungsverhalten des *Chrysochraon dispar*-Weibchens fällt auf, daß es – ebenso wie *Euthystira brachyptera* – nicht jeden Kopulationsversuch eines Männchens annimmt. Sein Verhalten einem paarungsbereiten Männchen gegenüber ist (periodischen) Änderungen unterworfen. Die Art des Abwehrverhaltens ist einheitlich, bei der Bereitschaft jedoch lassen sich – wiederum ganz wie bei der Goldheuschrecke – zwei Formen auseinanderhalten, eine aktive und eine passive Bereitschaft.

a) Die Kopulationsbereitschaft

Beiden Bereitschaftformen gemeinsam ist das Fehlen von Abwehrbewegungen und das Fliehen vor dem Männchen. Bei der, bei *Chrysochraon* von uns nicht sehr häufig beobachteten aktiven Bereitschaft, antwortet das kurzflügelige und (daher) stumme Weibchen auf den Gesang des Männchens mit Hinterschenkelsingbewegungen, und hebt, sobald sich das Männchen nähert und aufsteigt, das Abdomenende hoch an, dem Partner so die Einführung des Geschlechtsapparates erleichternd. Man kann bei dieser aktiven Bereitschaft verschiedene Intensitätsgrade unterscheiden. Manchmal sind die stummen Hinterschenkelsingbewegungen besonders heftig und das Weibchen läuft dem Partner entgegen oder springt zu ihm hin, und zwar auch dann, wenn sich das Männchen ruhig verhält. Bei der aktiven Bereitschaft kommt es immer zu einer Kopulation.

Die aktive Bereitschaft ist unter natürlichen Bedingungen bei *Euthystira* höchst selten. Aktiv bereite *Chrysochraon*-Weibchen haben wir im Freien nie gesehen. Auch im Labor sind sie nicht häufig und nur unter bestimmten, später zu erörternden Bedingungen zu beobachten. Viel häufiger, ja regelmäßig im Rhythmus der Ablageperioden immer wiederkehrend, tritt die sog. passive Bereitschaft auf. Passiv bereite Weibchen antworten nie mit Hinterschenkelsingbewegungen auf den Gesang der Männchen, richten sich weder nach dem Männchen aus, noch laufen oder springen sie zu ihnen hin. Aber sie wehren, wie gesagt, nicht ab und fliehen auch nicht. Den Kopulationsbemühungen der Männchen kommen sie oft, jedoch nicht immer, durch mehr oder weniger starkes Anheben des Abdomenendes entgegen. Trotz des nicht paarungsunwilligen Verhaltens der Weibchen, die die sog. passive Bereitschaft zeigen, kommt es dabei nicht immer zum Vollzug einer Kopulation. Häufig löst das Männchen nach einigen Sekunden das voll eingeführte Begattungsorgan wieder aus der Bursa copulatrix des Weibchens, steigt ab und geht weg, ohne sich weiter um das Weibchen zu kümmern. Offensichtlich wurde der Vollzug der Kopulation auf irgendeine Weise verhindert. Dieses Verhalten entspricht ganz der „verhinderten Kopulation" bei *Euthystira* (Renner 1957). Es wird ohne Zweifel wie dort durch die im Endteil des Ductus receptaculi steckende, und von der letzten Paarung stammende Spermatophore bewirkt. Sie verhindert die Einführung des sklerotisierten Spitzenteils des Aedeagus in den Ductus. Wie bei *Euthystira* ist auch hier die rasche und meist vollständige Umstimmung des Männchens frappant. Der eben noch temperamentvoll die Kopulation beginnende Freier läßt nach höchstens einem weiteren Versuch vom Weibchen ab und geht weg. Wenige Minuten später mit einem geeigneten Weibchen zusammengebracht, vermag er die Kopulation sehr wohl zu vollziehen, während – gleichgültig wieviel Männchen man nacheinander einem Weibchen anbietet, das sich in der die Paarung verhindernden Phase der Bereitschaft zeigt – sich am Ergebnis der Bemühungen der Männchen nichts ändert.

b) Die Abwehr

Deutlich verschieden von den bisher geschilderten Verhaltensweisen, ist die Abwehr. Abwehrende Weibchen verweigern den Vollzug der Kopulation. Oft laufen die Tiere schon weg, wenn in ihrer Nähe ein Männchen singt. Vor einem sich nähernden Männchen laufen oder springen sie immer davon. Dabei schlagen sie häufig – und vor allem dann, wenn der männliche Artgenosse in unmittelbare Nähe kommt – mit den Hinterschienen kräftig nach hinten aus und schleudern ihn so nicht selten weg. Ab und an werden die Hinterschenkel bei der Abwehr heftig und bis zur Parallelen mit der Körperlängsachse, nach vorne bewegt.

Gelingt es dem Männchen trotzdem aufzusteigen, so biegt das Weibchen sein Abdomenende nicht nach oben, sondern drückt es im Gegenteil flach und fest der Unterlage an, oder krümmt es stark nach unten. Kein noch so temperamentvolles und ausdauerndes Bemühen des Männchens führt zum Vollzug der Paarung. Entweder gelingt es dem Weibchen sich zu befreien und zu fliehen, oder das Männchen gibt schließlich seine Kopulationsversuche auf. Abwehrende Weibchen sind nie umstimmbar, wenn es auch manchmal so erscheint, dann nämlich, wenn nach einer Eiablage eine sowieso abklingende Abwehr in Bereitschaft übergeht.

Die Kopulation. Wie bei allen Feldheuschrecken, so reitet auch bei *Chrysochraon dispar* das Männchen bei der Paarung auf dem Weibchen. Sofort nach dem Aufspringen

tastet das Männchen mit seinem leicht S-förmig gebogenen Abdomen am Hinterleib des Weibchens rechts oder links entlang, bis es schließlich mit dem ausgestülpten Begattungsapparat die weibliche Subgenitalplatte erreicht. Durch Vor- und Rückwärtsbewegungen des Abdomens versucht es mit den Epiphallushäkchen zwischen den Hinterrand der Subgenitalplatte und der Basis der unteren Gonapophysen zu gelangen. In dem Moment, in dem die Häkchen gefaßt haben, dreht sich das gesamte Begattungsorgan – die Subgenitalplatte dabei nach unten biegend – um eine Querachse nach vorne und dringt in die Bursa copulatrix ein. Zweifellos wird dabei, ebenso wie bei *Euthystira,* der Fortsatz des Aedeagus in den Ductus receptaculi eingeführt.

Vom Aufsteigen bis zur vollendeten Einführung vergehen meistens einige Sekunden. Während des Aufsteigens streckt das Männchen die Hinterbeine nach hinten aufwärts, macht mit ihnen sehr schnell zitternde Bewegungen, wobei ein Raschellaut entsteht. Währenddessen wurde das Begattungsorgan eingeführt. Das Anlegen der Schienen nach hinten ist – wie bei *Euthystira* – das Zeichen der gelungenen Begattung. Bei der verhinderten Kopulation dagegen unterbleibt das Anlegen der Schienen immer und das Männchen steigt ab.

Während der Kopulation, die 50–70 Min. dauert, bleibt das Männchen ruhig auf dem Rücken des Weibchens sitzen; beim Nähern eines anderen Männchens zirpt es mit kurzen scharfen Versen (Rivalengesang). Nach beendeter Kopulation steigt das Männchen seitlich ab noch bevor sich die Begattungsorgane voneinander gelöst haben.

Kopulationsbereite Männchen gehen – anders als bei *Euthystira* – alle, sogar ablegende Weibchen an. Abwehr (auch ablegende Weibchen wehren ab) führt meist erst nach einiger Zeit und nach mehreren Bemühungen des Männchens zum Einstellen der Paarungsversuche. Es scheint keine Umstimmung wie bei der verhinderten Kopulation eingetreten zu sein, sondern nur eine – recht kurzfristige – spezifische Ermüdung.

7. Der Zusammenhang zwischen den verschiedenen Formen des Sexualverhaltens und der Eiablage bzw. der Kopulation

Anders als bei den meisten bisher diesbezüglich untersuchten Acridiern (Loher und Huber 1963) gibt es beim Weibchen von *Euthystira* eine deutliche Abhängigkeit des Wechsels verschiedener Sexualverhaltensformen von der Eiablage und von der Kopulation. Das nahezu völlig mit dem von *Euthystira* übereinstimmende Sexualverhalten der *Chrysochraon dispar*-Weibchen ließ auch hier eine ähnliche Abhängigkeit von Eiablage und Kopulation erwarten.

a) Das Sexualverhalten jungfräulicher Tiere

Bei dieser Versuchsreihe wurde das aufsteigende Männchen mit einem Pinsel oder einem Halm vom Weibchen heruntergeschoben bevor es sein Begattungsorgan einführen konnte. Auf diese Weise ließ sich das Sexualverhalten dauernd jungfräulich-bleibender Tiere feststellen.

Frischgeschlüpfte Tiere lehnen Kopulationsversuche der Männchen 7 bis 9 Tage energisch ab. Wie bei *Euthystira* nennen wir auch diese – übrigens auch den Larven eigene Abwehr – primäre Abwehr. Ihr folgt, nun im Gegensatz zu *Ethystira brachyptera,* nur

sehr selten unmittelbar eine aktive Bereitschaft. Meist tritt im Anschluß an die primäre Abwehr eine 2–6 Tage lang andauernde passive Bereitschaft auf. Diese kann von einer 2–5 Tage anhaltenden aktiven Bereitschaft abgelöst werden. Nicht selten jedoch folgte auf die passive Bereitschaft unmittelbar die – erste – sekundäre Abwehr. Es kann natürlich sein, daß in diesen Fällen die Phase der aktiven Bereitschaft nur kurz währte und von uns daher nicht erfaßt wurde. Auf jeden Fall tritt vor der ersten Eiablage – wie bei *Euthystira* – immer eine Periode der Abwehr auf. Auch hier war die Dauer der Abwehr sehr variabel. Sie kann von weniger als einer Stunde bis über 72 Stunden anhalten. Einmal eingetreten blieb sie mindestens bis zum Anschluß der ersten Eiablage, manchmal einige Stunden, seltener 1–2 Tage darüber hinaus erhalten. Meist zeigen die Tiere gleich nach vollendeter Eiablage die passive Bereitschaft, die dann wenige bis mehrere Tage anhält, bis sie schließlich von der der zweiten Eiablage vorausgehenden nächsten sekundären Abwehr abgelöst wird. Ab und an wurde die passive Bereitschaft von Phasen aktiver Bereitschaft unterbrochen.

Bei jungfräulich bleibenden *Ch. dispar*-Weibchen wechselt die Art der Reaktion auf die Annäherung oder den Begattungsversuch von Männchen also wie folgt: Imaginalhäutung – primäre Abwehr (7–9 Tage) – passive (2–5 Tage), bisweilen daneben auch aktive (2–4 Tage) Bereitschaft – sekundäre Abwehr ($^1/_2$–72 Stunden) – erste Eiablage – Abwehr (2–12–max. 24 Stunden) – passive Bereitschaft (manchmal wechselnd mit aktiver Bereitschaft) – Abwehr – Eiablage usw.

b) Paarungsverhalten regelmäßig begatteter *Chrysochraon dispar*-Weibchen

Die Tiere dieser Versuchsreihe kamen zum ersten möglichen Termin, also gleich nach dem Abklingen der primären Abwehr zur Paarung. Sie wurden zur Überprüfung ihrer Sexualreaktion täglich mindestens einmal mit einem paarungsbereiten Männchen in die Arena gebracht, und nie daran gehindert, sich zu verpaaren.

Da im Gegensatz zu *Euthystira* bei *Chrysochraon dispar* nach dem Abklingen der primären Abwehr nicht immer aktive, sondern – öfter sogar – passive Bereitschaft auftritt (s. o.), kamen die *Ch. dispar*-Weibchen dieser Versuchsreihe meist im Stadium der ersten passiven Bereitschaft zur Kopulation. Nach vollzogener Paarung verhielten sich die Tiere ausnahmslos passiv. Eine aktive Bereitschaft trat bei diesen regelmäßig verpaarten Heuschreckenweibchen überhaupt nicht mehr auf. Die im Anschluß an die Paarung nachzuweisende passive Bereitschaft blieb bis zum Eintritt der der ersten Eiablage vorausgehenden (ersten) sekundären Abwehr erhalten. Das heißt die *Ch. dispar*-Weibchen lehnten nach dieser ersten Verpaarung Kopulationsversuche der Männchen nicht ab, sie flohen auch nicht vor ihnen, so daß die paarungswilligen Freier aufreiten und das Begattungsorgan auch einführen konnten. Nun trat aber das ein, was man (S. 28) als verhinderte Kopulation bezeichnet (s. o.). Die Männchen lösten sich wieder vom Weibchen und gingen weg. Von nun an verlief, solange die Weibchen die passive Bereitschaft zeigten – also bis zum Eintritt der ersten sekundären Abwehr – jeder Paarungsversuch so. Dieser Zustand änderte sich erst wieder nach der Eiablage. Die Tiere waren danach 2 bis 12 Stunden abwehrbereit, dann aber wieder passiv bereit. Ab diesem Zeitpunkt konnte es nun auch wieder zu einer vollendeten Kopulation kommen, aber – innerhalb dieser Bereitschaftsphase – nur zu einer. Unmittelbar nach dieser Verpaarung trat wieder die sog. verhinderte Kopulation auf. Zwischen zwei Eiablagen ist eine – und nur eine – Verpaarung möglich.

Das Verhalten regelmäßig begatteter *Ch. dispar*-Weibchen wechselt somit in folgender Weise: Primäre oder sekundäre Abwehr – passive oder aktive Bereitschaft – Kopulation – verhinderte Kopulation – Abwehr – Eiablage – Abwehr – passive Bereitschaft (Kopulation möglich) – Kopulation – verhinderte Kopulation – Abwehr – Eiablage – usw.

Die Phasen möglicher und verhinderter Kopulation innerhalb der passiven Bereitschaft können natürlich verschieden lang sein, je nachdem wann die Paarung stattgefunden hat.

Zusammenfassend kann über die Sexualverhaltensweisen von *Chrysochraon dispar*–Weibchen folgendes gesagt werden: Die Abwehrreaktion tritt immer auf als primäre Abwehr zu Beginn der Reifezeit nach der Imaginalhäutung und als sekundäre Abwehr vor jeder Eiablage. Dabei spielt es keine Rolle, ob die Tiere zu irgendeinem Zeitpunkt verpaart waren oder nicht. Die biologische Bedeutung der primären Abwehr ist nicht klar; es sind bei den jungen Imagines die Eier in den Ovariolen zwar noch keineswegs ablagereif, aber das Receptaculum seminis ist voll entwickelt. Aber vielleicht sind von den Drüsenwandzellen des Receptaculum jene Sekrete, die für die Speicherung des Spermas von Wichtigkeit sind, noch nicht bereitgestellt. Untersuchungen darüber sind im Gang. Die biologische Bedeutung der sekundären Abwehr ist klar: Durch sie soll die Ungestörtheit der Eiablage gesichert werden.

Die primäre Abwehr kann von einer aktiven oder auch von einer primären passiven Bereitschaft gefolgt sein. Auf jeden Fall wird sie von einer Phase der Bereitschaft abgelöst. Bei andauernder Karenz scheinen im Verlauf der aufeinanderfolgenden Ablageperioden aktive und passive Bereitschaft in unregelmäßigem Wechsel aufzutreten.

Werden die Tiere zum erstmöglichen Zeitpunkt und dann regelmäßig verpaart, so tritt aktive Bereitschaft nie mehr, passive jedoch regelmäßig und zwar zwischen einer vollendeten Eiablage und der der folgenden Eiablage vorausgehenden Abwehr auf. Während dieser Bereitschaftsphase kann es zu einer – und nur zu einer – Kopulation kommen. Unmittelbar nach einer Verpaarung tritt die sog. verhinderte Kopulation auf, während der eine Kopulation unmöglich ist. Dieser Zustand wird in der Abwehrphase vor der nächsten Eiablage oder während dieser beendet. Jedenfalls können sich die Tiere danach, genauer nach dem Abklingen der der Ablage u. U. folgenden Abwehr wieder verpaaren.

8. Diskussion

Das Paarungsverhalten der Feldheuschrecke *Chrysochraon dispar* gleicht in vielem dem von *Euthystira brachyptera* (Renner 1952). Auch *Chrysochraon* zeigt eine Phase der Bereitschaft, während der eine einmalige Begattung möglich ist. Nach erfolgter Begattung tritt das Verhalten der verhinderten Kopulation auf. Es wird – vermutlich ebenso wie bei *Euthystira* – durch die in der Öffnung des Ductus receptaculi steckende und sie verschließende Spermatophore bedingt. Auch bei *Chrysochraon* folgt der ersten sekundären Abwehr die erste Eiablage. Die erste Eiablage jungfräulicher Tiere erfolgt verspätet, im Durchschnitt 4 Tage nach der ersten Eiablage solcher Weibchen, die schon zum frühest möglichen Zeitpunkt zur Paarung kamen. Bei *Euthystira* legten jungfräuliche und regelmäßig begattete Tiere zum gleichen Zeitpunkt ihre ersten Eier ab.

Die aktive Bereitschaft ist im Gegensatz zu *Euthystira* nur selten zu beobachten. Jungfräulich gehaltene *Euthystira*-Weibchen zeigen einen Wechsel zwischen aktiver Bereit-

schaft und Abwehr. Bei jungfräulich gehaltenen *Chrysochraon*-Weibchen wechselt passive Bereitschaft ab mit der vor jeder Ablage auftretenden Abwehr. Dazwischen tritt ab und an aktive Bereitschaft auf. Auch die bei *Euthystira* im Anschluß an die primäre Abwehr regelmäßig erscheinende aktive Bereitschaft ist hier meist durch passive Bereitschaft ersetzt. Vielleicht dauert diese erste aktive Bereitschaft bei *Chrysochraon* nicht so lang wie bei *Euthystira*, so daß sie nur selten erfaßt werden kann.

Außer bei *Euthystira* und *Chrysochraon* zeigen auch die Weibchen von *Gomphocerus rufus* L. einen – zum Teil eiablagezyklischen – Wechsel der Sexualverhaltensweisen (LOHER und HUBER 1964). Wie die Goldheuschrecken reagieren auch die *G. rufus*-Weibchen auf die Balz der Männchen mit aktiver oder passiver Bereitschaft. Passiv bereite *Gomphocerus rufus*-Weibchen können jedoch – im Gegensatz zu *Euthystira*- und *Chrysochraon*-Weibchen – durch balzfreudige Männchen umgestimmt werden.

Die Begattung hebt bei *Chrysochraon* und *Euthystira* die Paarungsbereitschaft nicht auf, beim *Gomphocerus rufus*-Weibchen jedoch, schlägt die Paarungsbereitschaft sofort nach beendeter Kopulation in Abwehr um. LOHER (1966) zeigte, daß der Verhaltenswechsel durch einen mechanischen Reiz, den die im Receptaculum steckende Spermatophore ausübt, herbeigeführt und aufrechterhalten wird.

9. Literatur

HANSTRÖM, D. 1941: Die Corpora allata und die Corpora cardiaca der Insekten. – Biol. generale **15:** 485–531

HARZ, K. 1960: Geradflügler oder Orthopteren. – In Dahl: Die Tierwelt Deutschlands. – Jena.

JACOBS, W. 1953: Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken. – Beiheft 1 zur Z. Tierpsychol., Berlin

LOHER, W. 1966: Die Steuerung sexueller Verhaltensweisen und die Oocytenentwicklung bei *Gomphocerus rufus* L.-Z. vgl. Physiol. **53:** 277–316

LOHER, W. und F. HUBER 1964: Experimentelle Untersuchungen am Sexualverhalten des Weibchens der Heuschrecke *Gomphocerus rufus.* – J. Insect Physiol. 10: 13–36

MÜLLER, H. P. 1965: Zur Frage der Steuerung des Paarungsverhaltens und der Eireifung bei der Feldheuschrecke *Euthystira brachyptera* unter besonderer Berücksichtigung der Rolle der Corpora allata. – Z. vgl. Physiol. **50:** 448–497

RAMME, W. 1926: Eiablage bei *Chrysochraon dispar.* – Z. Morphol. u. Ökol. Tiere **7:** 127–133

RENNER, M. 1952: Analyse der Kopulationsbereitschaft der Feldheuschrecke *Euthystira brachyptera* Ocsk. – Z. Tierpsychol. 9: 122–154

ZIPPELIUS, A. M. 1949: Die Paarungsbiologie einiger Orthopterenarten. – Z. Tierpsychol. **6:** 372–390

Anschrift der Verfasser:
Prof. Dr. Maximilian Renner und Dipl.-Biol. Evangelia Kremer,
Zoologisches Institut der Universität
Luisenstr. 14, D-8000 München 2

Angenommen am 27. 3. 1979